植物分类学报 25 (4): 299—306 (1987)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国岩蕨科植物研究(三)——系统发育和种系发生的探讨

马 义 伦
(中国科学院植物研究所，北京)

摘要 本文概述了岩蕨类植物研究简史，承认岩蕨科是独立的科，在细胞学和比较形态解剖学研究基础上，提出岩蕨科系统演化模型，讨论了科内系统发育和种间亲缘。岩蕨属 *Woodsia* 的甘南岩蕨 *W. macrospora* 是本科最原始的种。岩蕨科可能起源于里白科植物祖先，演化成现代岩蕨属和膀胱蕨属 *Protowoodsia* 两大分支。本文还探讨了多倍化和种系发生的关系，滇蕨 *Cheilanthopsis indusiosa* (Christ) Ching、高山岩蕨 *W. alpina* Gray、心岩蕨 *W. subcordata* Turcz. 和蜘蛛岩蕨 *W. andersonii* (Bedd.) Christ可能是异源多倍体。

关键词 岩蕨科；系统发育；多倍体

林奈 1753 年把岩蕨类植物放在裸孢类群中。1810 年 R. Brown 注意到它们下位囊群盖的特征，建立了岩蕨属。1940 年以前 Diels 和 Christensen 等学者把岩蕨类隶属于广义的水龙骨科。1940 年秦仁昌[6]将十分混杂的水龙骨科分成 33 个科，建立了包括两个属的岩蕨科 Woodsiaceae (1978 年增加了滇蕨属 Cheilanthopsis[3])。岩蕨属的系统位置一直有争论，1947 年 Copeland[7]把它放在有 54 个属的三叉蕨科 Aspidiaceae; Holttum(1949) 根据鳞片特征把它放在碗蕨科 Dennstaedtiaceae 鳞毛蕨亚科 Dryopteridoideae; 而多数学者以孢子形态、毛及鳞片等特征，将它隶属于蹄盖蕨科 Athyriaceae。研究表明，把具有下位囊群盖，毛和鳞片并存和只生于石灰质岩隙等特征的岩蕨类植物归入水龙骨科、三叉蕨科或蹄盖蕨科等都是不合适的。1977 年 Pichi Sermolli[13] 也承认岩蕨科是包括三属的独立科。Tagawa(1937) 把岩蕨属分为四个组[14]，作者[10] 建议分为五个组：毛盖岩蕨组 *Eriosorus* Ching、岩蕨组 *Ilvensis* Ching、耳羽岩蕨组 *Acrolysis* (Nakai) Y. L. Ma、长叶岩蕨组 *Physematium* (Klf.) Hook. 和 *Perrinia* Hook. 组。

岩蕨类植物的起源一直有争论，Bower[4]等认为来自桫椤科祖先，Pichi Sermolli[12]认为起源于里白科祖先。作者[10]认为 x = 33 的膀胱蕨属 *Protowoodsia* 起源于里白科的假芒萁属 (*Sticherus*, n = 34) 祖先，而 x = 41, 39, 38 的岩蕨属则来自芒萁属(*Dicranopteris* n = 39, 43, 78) 的祖先。1964 年 Brown[5] 根据形态学的比较研究提出岩蕨属系统演化的假设。

本文根据作者对岩蕨科植物细胞学[10]和解剖学[1]的研究，运用 W. H. Wagner[15] 的"数值法"提出科以下系统演化模型，并对多倍化、系统发育、分类等问题进行了讨论。

(一) 中国岩蕨科植物系统演化模型

本文得到王伏雄教授和秦仁昌教授，邢公侠同志指导帮助，特此致谢。

根据染色体数目、孢子比较形态、地理生境和形态解剖等关键特征进行综合分析，绘出演化图。最后，判断每一个参与"数值"的变化性状在本科中的进化地位。例如：不同种的囊群盖在形态上由量变到质变有四个阶段：1.分离毛状盖；2.毛和原始鳞片混生的盖(蜘蛛岩蕨)；3.具裂片的盘状或杯状盖(多数种)；4.裂片基部愈合的球状盖。"数值法"的难点在于如何确定变化的性状哪些是原始的，哪些是进化衍生的。对此，人们往往有不同认识，例如，Bower[4]认为毛状囊群盖是原始的；相反，Copeland[7]认为毛状是由球状退化衍生而来。究竟谁是原始的呢？笔者认为可以借助其他性状来进行综合分析。一般来说，中柱式样在系统演化中是保守的，用这个性状判断分类群的进化地位比较可靠。疏隙中柱和单柱型叶轴比网状中柱和双柱型叶轴原始，具有毛状或原始鳞片状的种群，同时具有单柱型到双柱型过渡类型的叶轴(毛盖岩蕨型)，有的种(如蜘蛛岩蕨)部分根状茎中柱为疏隙中柱。而具盘状、杯状或球状囊群盖的种则具有网状中柱的茎轴和双柱型(球子蕨型)叶轴。另外，具毛状盖的种还有许多其它原始性状。如：无髓的根，环带细胞数目多，孢子较大等等。总之，原始的种具有毛状或原始鳞片状囊群盖。就岩蕨科来讲，囊群盖的演化路线是：分离毛状→原始鳞片状→盘状或杯状→球状。这样分析系统演化中的变化性状需要大量比较形态解剖学资料，从而减少了主观性。下面根据作者[1]的研究列出 11 个易于观察的性状，给出相应进化地位的数值：

1. 羽片基部对称，0；向上略呈耳状，0.5；明显耳状，1。

2. 羽片边缘细胞整齐，0；不整齐，1。

3. 叶轴具毛盖岩蕨型维管系统，0；具毛盖岩蕨型和球子蕨型过渡类型维管系统，0.5；具球子蕨型维管系统，1。

4. 根的中柱无髓，0；具髓，1。

5. 孢子体单细胞头状毛和节状头状毛混生，0；只有节状头状毛，0.5；只有单细胞头状毛，1；没有头状毛，1.5。

6. 只有直壁针头状毛，0；偶有曲壁针头状毛，0.5；较多曲壁针头状毛，1。

7. 囊群盖为分离毛构成，0；毛和原始鳞片混生，0.5；盘状或杯状，1；球状，1.5。

8. 无假囊群盖，0；有假囊群盖，1。

9. 环带细胞多于 20 个，0；18—20 个，0.5；少于 18 个，1。

10. 孢子长赤道轴平均长度大于 56μm，0；48—56μm，0.5；小于 48μm，1。

11. 叶柄无关节，0；有关节，1。

中国产 19 种岩蕨科植物，上列性状的比较观察资料和数据以及进化地位的讨论参阅文献[1]。值得注意的是有的性状在系统发育中表现出明显的演进性变化，例如，较高进化地位的种趋向于失去头状毛，而原始的种群则是节状头状毛和单细胞头状毛混生，如甘南岩蕨和赤色岩蕨 *W. cinnamomea* Christ。第一类中间型是蜘蛛岩蕨等只有多细胞头状毛，第二类中间型是毛盖岩蕨 *W. lanosa* Hook. 等多数种只有单细胞头状毛，最进化或衍生的类型是没有头状毛，如耳羽岩蕨 *W. polystichoides* Eat. 心岩蕨等。曲壁针头状节状毛(相邻细胞壁向基弯曲)往往在较进化的类群中出现，例如：耳羽岩蕨、岩蕨和心岩蕨等。即使在较低级的分类群毛盖岩蕨组中，较进化的密毛岩蕨 *W. rosthorniana* Diels 也具有曲壁针头状毛。有趣的是曲壁针头状毛在不同种类中可看出量变的过程，在耳羽岩蕨

组中大囊岩蕨 *W. macrochleama* Mett. 和妙峰岩蕨 *W. oblonga* Ching et S. H. Wu 的曲壁针头状毛只有少量出现，这种情况列为中间型，栗柄岩蕨 *W. cycloloba* Hand.-Mazz. 等原始的种则没有这类毛。诚然，也可能存在着平行演化中不同水平演化的复杂情况。

用上列数值法计算出每个种所有性状数值的和作为指标，定出该种在等间隔直线图

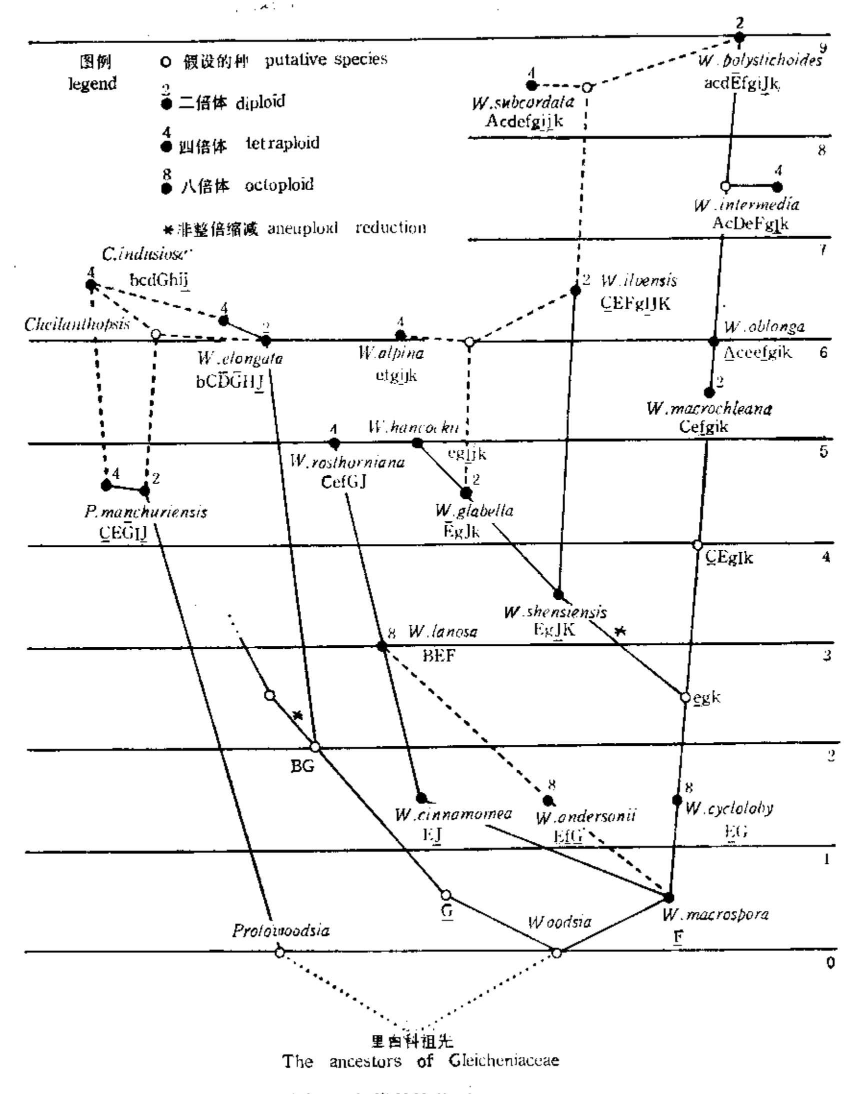


图 1　岩蕨科植物系统演化模型

种名下列出的英文字母表示该种的进化或衍生性状，字母下划线表示中间型，上划线表示最进化的性状。在同一演化路线上第一次出现的进化、衍生或中间型性状用大写字母表示，其后出现的用小写字母表示。虚线表示可能的种间杂交的亲缘关系。

Fig. 1 The probable evolution of Woodsiaceae

The letters under each species indicate the advanced or derived characters possessed by that species, the line below the letter indicate an intermediate condition, and the one above the letter indicate the most advanced character. An advanced or intermediate character occurring for the first time in a line of evolution is indicated by a capital letter and those occurring subsequently by a lowercase one. The broken lines represent the possible hybridization between species.

上的位点(实心圆),以此构成中国岩蕨科植物系统演化模型(图 1)。

(二) 系统发育和分类学问题讨论

Bower[4]认为岩蕨类起源于桫椤类植物,可以远溯到里白科,秦仁昌[6]也提倡桫椤科-岩蕨科系列。Pichi Sermolli[12]认为桫椤类和岩蕨类都起源于里白科植物祖先。根据细胞学资料,Mehra[11]否定了 Bower[4]等的观点,认为 x = 41 的岩蕨类植物不是来自 n = 69 和 70 的桫椤类。1965 年 Kurita[8]写道:"n = 33 和 39 的岩蕨类的祖先可能是 n = 34 和 39 的里白科植物,而 n = 70 和 69 的桫椤类与岩蕨类中 n = 33 的种群有亲缘关系,同时也与 n = 34 (假芒萁属 *Sicherus*)和 n = 20 和 22 (广义里白属 *Gleichenia*) 的里白科有亲缘关系,因为桫椤类植物的染色体数目 n = 70 和 n = 69,可以减倍为 n = 35 和 n = 23。"

作者[10]认为岩蕨科植物起源于中国西南,有两个假定的"祖先种",一个 n = 41,另一个 n = 33,它们可能起源于里白科芒萁属 (*Dicranopteris* n = 39, 43, 78) 和假芒萁属 (n = 34) 的祖先。岩蕨科植物与芒萁属和假芒萁属植物有相近的形态,如根状茎毛和鳞片并存,原始的岩蕨属植物有和里白科植物相似的近裸露的孢子囊群。从系统演化的观点来看,具有网状中柱的岩蕨属植物来自具有原生中柱或管状中柱的芒萁属植物,似乎比来自具有网状中柱或多环网状中柱的桫椤科植物更合理。里白科植物叶轴维管束木质部"C"形,单维管束。而较原始的岩蕨科植物叶迹发生时,维管束木质部也是"C"形,单维管束,在叶柄变为双维管束,未及叶柄顶部又变为"C"形单维管束。这可能是维管系统在个体发育上的重演现象,进而说明了它们的亲缘关系。桫椤科植物叶柄维管系统有多达 30 个左右分离的"V"形维管束,看不出与岩蕨科植物有直接的亲缘关系。

由图 1 可以看到 n = 41 的"祖先种"演化为染色体基数 x = 41, 39 和 38 的非整倍体系列,即岩蕨属的演化路线。另一个"祖先种"形成 x = 33 的膀胱蕨属演化路线。岩蕨属又分两条路线演化,一条从甘南岩蕨到密毛岩蕨(毛盖岩蕨组)、旱岩蕨 *W. hancockii* Bak.、岩蕨(岩蕨组)和耳羽岩蕨(耳羽岩蕨组),共 17 个种;另一条从 n = 41 的"祖先种"到一系列主要产美洲的九个种 (Sect. Perrinia Hook.) 和产我国的长叶岩蕨 (长叶岩蕨组)。

毛盖岩蕨组六个种全部特产中国西部,过去研究很少,染色体计数表明它是一个多倍体系列,从形态解剖特征可以断定它是在系统发育上接近"祖先种"的最为原始的分类群,甘南岩蕨则是最原始的种。栗柄岩蕨是岩蕨组和耳羽岩蕨组两个分支"分歧点"的种的祖先。

陕西岩蕨 *W. shensiensis* Ching ⟶ 光岩蕨 *W. glabella* R. Br. ⟶ 旱岩蕨是岩蕨组的一个分支,这三种植物虽然具有盘状囊群盖、无节状头状毛、有叶柄关节、少数环带细胞和孢子较小等进化性状,但它们的解剖学特征仍较耳羽岩蕨组的种原始。耳羽岩蕨组的六个种是直线演化的,是本科最进化的类群,耳羽岩蕨是本属演化的"终点"。嵩县岩蕨 *W. pilosa* Ching 属于耳羽岩蕨组,但因材料和标本量不足,本文未予讨论。

Sect. Perrinia 大部分种已有染色体数目资料[10] x = 38, n = 38 或 76,是由 x = 41 非整倍性缩减而来的。长叶岩蕨产中国云南和喜马拉雅山,用云南宾川鸡足山材料得到染色体数目 n = 82[10]为正常有性生殖的四倍体,Mehra 等[10] 用喜马拉雅山南麓材料获得

n = 41, 2n = 82 的染色体数目,因未见 Mehra 的凭证标本，作者[10]暂作同种四倍体处理。Perrinia 组和长叶岩蕨组可能都起源于中国西南部,发展成现代分类群，大部分种分布于北美洲,留在起源地的长叶岩蕨,没有发生染色体数目非整倍性缩减，是同一演化路线上的一个独立分支。Copeland 曾把它错归入滇蕨属,最近发表的《西藏植物志》也把它错划入该属。岩蕨属的长叶岩蕨，滇蕨属的滇蕨（n = 74）和膀胱蕨属膀胱蕨 *Protowoodsia manchuriensis* (Hook.) Ching,n = 33, 66 有亲缘关系,形态相近,但可以区分：长叶岩蕨根状茎横卧;孢子囊生于叶脉末端,囊群盖球状;有假囊群盖;叶片线状披针形。滇蕨根状茎直立,孢子囊生于叶脉近末端,囊群盖盘状,由条形裂片构成;叶片披针形到线状披针形;膀胱蕨根状茎横卧;孢子囊生于叶脉近末端,囊群盖球状;无假囊群盖,叶片披针形。

总结系统发育和分类群间亲缘关系,可归纳为图 2 和图 1。

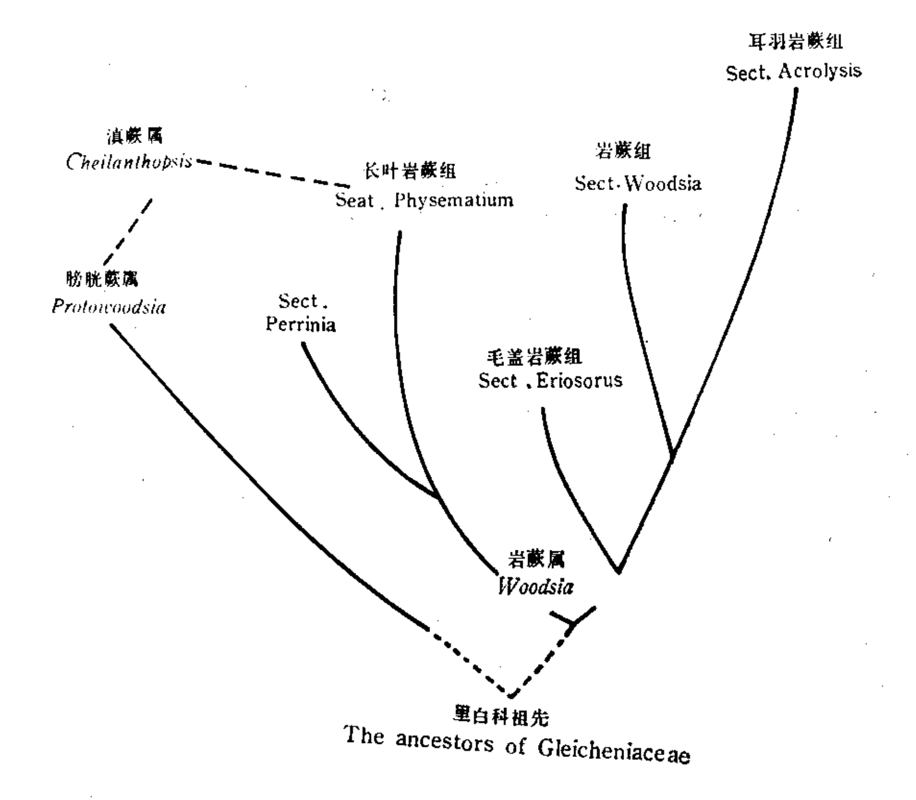


图 2　岩蕨科分类群间亲缘关系

Fig. 2　The relationship between taxa in Woodsiaceae

(三) 种系发生和多倍体方式进化问题

滇蕨是具正常有性生殖、n = 74 的四倍体,在减数分裂中期 I 常可见染色体聚成两堆,一堆41条,另一堆 33 条[10]。1954 年秦仁昌曾将它归入中国蕨科,到 1978 年将其归入岩蕨科[3]。它具有膀胱蕨和长叶岩蕨的中间性状,更接近于长叶岩蕨,常与之混生于同一石隙中。这三个种均产中国西南,有较近亲缘关系,染色体数目也有相关性。滇蕨可能是属间杂交起源的、以膀胱蕨和长叶岩蕨为双亲的能育的异源四倍体。它的双亲现已发现二倍体和四倍体，可能有图 3 的两种形成途径：二倍体杂交再加倍；或是四倍体直接杂

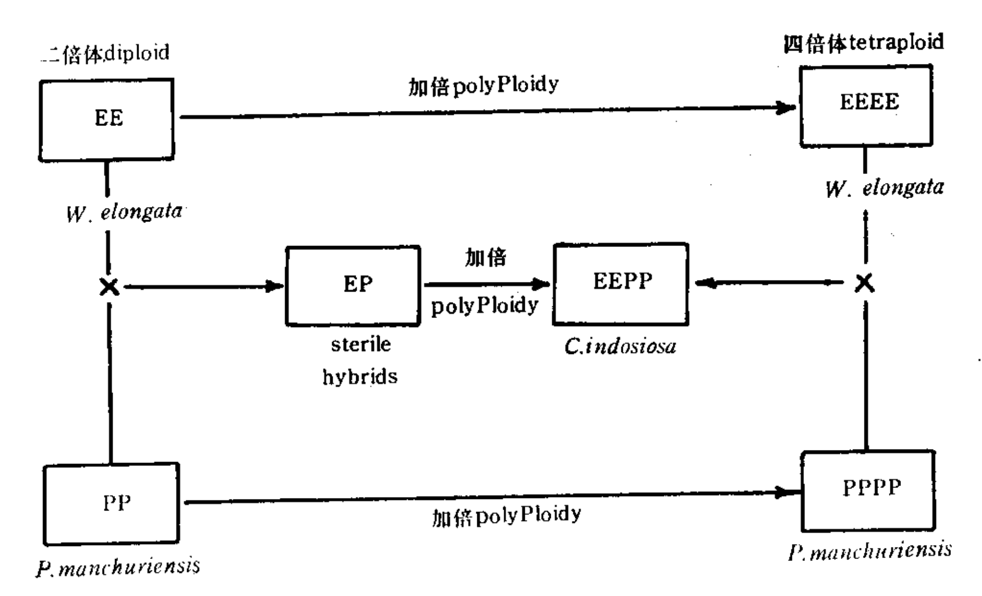


图3 滇蕨形成的可能途径

Fig. 3 The probable ways of the origin of *C. indosiosa* (Christ) Ching

交。进一步人工杂交试验才能证实上述假设。类似种系发生的异源多倍体本科还有,如:高山岩蕨, Brown[5]认为它是以光岩蕨 (n = 39) 和岩蕨 (n = 39 或 41) 为双亲的异源双二倍体能育种,迄今高山岩蕨的染色体数目报道有两种结果: n = 78 或 82,上述推测如果成立,染色体数目应为 n = 78 或 80。

心岩蕨是一个叶形变异较大的种群,分类问题有争议,在形态上与耳羽岩蕨及岩蕨相近,它们有极近似的孢子周壁纹饰和基本相同的解剖学特征[1]。心岩蕨配子体形状,精子器形态居两个种之间;叶片和羽片的形状,羽片边缘分裂式样也是中间型的。心岩蕨孢子母细胞在减数分裂中期 I 有约 80 个双价体,染色体常分两堆,产生 64 个有生活力的孢子,行正常有性生殖。但也可见到有的孢子囊减数分裂中期 I 和中期 II 有染色体迟滞现象,孢子皱缩或畸形。细胞学和形态学证据表明,心岩蕨可能是以耳羽岩蕨和岩蕨为双亲的能育的异源双二倍体。可能形成途径类似图 3 左半部分所示,即二倍体杂交再加倍形成的。少量出现的在减数分裂中不规则细胞学行为和孢子败育,说明了可能的杂交起源,而多数孢子母细胞具正常有性生殖过程,说明了染色体组间的异源关系。光田重幸[2] 认为心岩蕨有两个变种: 心岩蕨 *W. subcordata* Turcz. var. *subcordata* 具基羽准位叶柄关节和日本岩蕨 *W. subcordata* Turcz. var. *kitadakinsis* (Ohwi) Mitsuta 具基羽下位关节(位于叶柄上部)。由于杂交起源的心岩蕨,来自具有两种类型叶柄关节的双亲,是否会有能育的多倍体杂种后代性状分离等情况,有待探讨。

野外观察蜘蛛岩蕨有变化较大的羽片形态,常与毛盖岩蕨混生于同一个石灰质岩石风化碴中,与甘南岩蕨一样这三个种生活在 3000m 以上的横断山区,它们形态相近,蜘蛛岩蕨更多地表现另外两个种的中间性状。其减数分裂的细胞学行为复杂有趣,孢子囊的16个孢子母细胞常见 8 个处于较一致的时期(如中期 I),另外 8 个则在另一时期(如末期I)。终变期 I 可见 164 个双价体,产生 64 个正常孢子,为行正常有性生殖的 8 倍体。但更多

的孢子母细胞，中期 I 有染色体分堆现象；中期 I 和中期 II 有迟滞染色体或游离染色体；后期 I 有染色体桥和迟滞染色体；末期 I 有游离染色体以及多数孢子畸形和皱缩的孢子囊。这很象在杂种中出现的染色体配对不正常的混乱现象，但它又有行正常有性生殖的孢子囊。根据形态学和细胞学分析，蜘蛛岩蕨可能是异源多倍体，来自甘南岩蕨和毛盖岩蕨。后者 n = 164，为行有性生殖的 8 倍体，减数分裂中期 I 常可见染色体分堆现象。本科多倍体已有染色体计数的达 13 种，观察到 5 个种在中期 I 有染色体"分堆"现象，是否说明了它们的多倍体起源？云南可能是岩蕨类植物起源中心，云南产的材料全部是多倍体[10]。Lovis[9]认为："真蕨的多倍体方式进化与有花植物不同，常见三个阶段：同源多倍体，染色体组的节段异源多倍体和异源多倍体。两个分化了的类群，在演化的各个中间阶段，都可以杂交产生新的多倍体，通过无融合生殖等方式，加倍或减倍形成新的种系。"岩蕨科植物存在着同源多倍体和异源多倍体，而蜘蛛岩蕨可能是染色体组的节段异源多倍体。它的可能双亲，毛盖岩蕨和甘南岩蕨处于同一条演化路线上（图 1），亲缘关系较近。可能这两个分化了的类群，染色体组间存在着部分同源节段，杂交形成蜘蛛岩蕨（节段异源八倍体）。可能的多倍体方式形成路线如图 4 所示。杂交起源的蜘蛛岩蕨在减数分裂时，如果来自同一亲本的染色体相互配对，即发生正常的有性生殖过程；而由于来自两个亲本的染色体组间有部分的同源节段，来自异源的染色体组之间由于"识别"的错误，比较

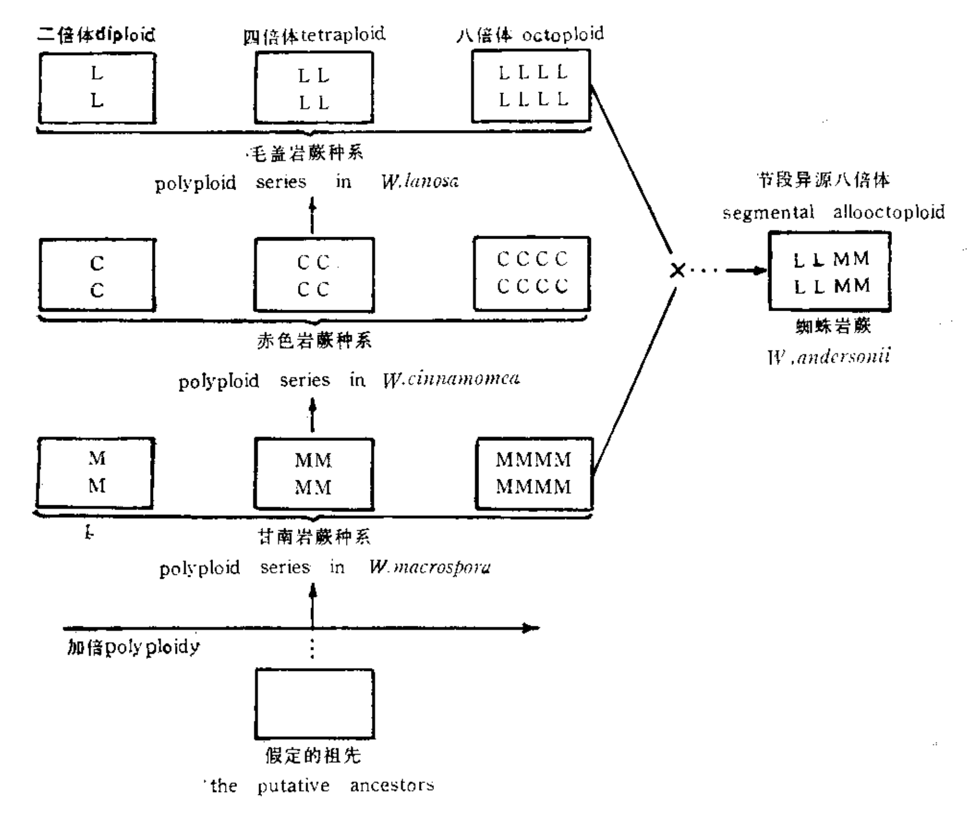


图 4　蜘蛛岩蕨形成的可能途径

Fig. 4　The probable ways of the origin of *W. andersonii* (Bedd.) Christ.

容易发生"配对"错乱，引起上述在减数分裂时期，类似杂种的混乱现象和孢子的败育。

总之，岩蕨科植物复杂的细胞学行为和多样的解剖结构是研究系统发育和进化的良好材料，值得我们进一步探索。

参 考 文 献

[1] 马义伦，1986：中国岩蕨科植物研究(二)，植物分类学报 **25**(2)： 93—105。
[2] 光田重幸，1979：ヒソデソダとキタダクデンダ *Acta Phytotax. Geobot.* **30**(1—3): 99—100.
[3] 秦仁昌，1978：中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源，植物分类学报 **16**(3)：1—19。
[4] Bower, F. O., 1928: The Ferns, III. Cambridge, University Press.
[5] Brown, D. F. M., 1964: A Monographic Study of the Fern Genus Woodsia. Eastern Michigan University, Michigan.
[6] Ching, R. C., 1940: On Natural Classification of the Family "Polypodiaceae." *Sunyatsenia* **5**: 202—268.
[7] Copeland, E. B., 1947: Genera Filicum. Chronica Botanica Co., Waltham.
[8] Kurita, S., 1965: Chromosome Numbers and Systematic Position of the Genus Woodsia. *J. Japan. Bot.* 40: 358—362.
[9] Lovis, I. D., 1979: Evolutionary Patterns and Processes in Ferns. *Adv. Bot. Res.* 4: 229—415.
[10] Ma Yi-lun, 1985: Cytology and Taxonomy in Woodsiaceae. *Fern Gaz.* **13**(1): 17—24.
[11] Mehra, P. N., 1961: Cytological Evolution of Ferns with Particular Reference to Himalayan Forms. Proc. 48th Indian Sci. Congr. II, Presidential Address: 1—24.
[12] Pichi Sermolli, R. E. G., 1959: Pteridophyta. W. B. Turrill (Ed.), Vistas in Botany. **1**: 421—493.
[13] Pichi Sermolli, R. E. G., 1977: Tentamen Pteridophytorum Genery. *Webbia* **31**(2): 451.
[14] Tagawa, M. 1937: A Review of the Genus Woodsia of Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* **6**: 251—264.
[15] Wagner, W. H. Jr., 1953: The Genus Dillia and the Value of Characters in Determining Fern Affinities. *Amer. Journ. Bot.* **40**: 34—40.

STUDIES ON THE CHINESE WOODSIACEAE (3)——PHYLOGENY AND SPECIATION

MA YI-LUN
(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing)

Abstract The history of the study on the woodsiodes is briefly surveyed in the paper. The family Woodsiaceae is recognized by the present author. The relationships among the species and the probable evolution of the family are discussed based on author's cytological and comparative morphological studies, and are indicated by Wagner's method, with numerical values as the indices. Woodsiaceae may have originated from the common ancestor of modern *Dicranopteris* and *Sticherus* of Gleicheniaceae, and evolved from it into two main branches, i.e., *Woodsia* and *Protowoodsia*. The origin of species through polyploid series are discussed, and *W. andersonii, W. subcordata, W. alpina* and *Cheilanthopsis indosiosa* considered as fertile allopolyploids; the probable way of speciation is also suggested for these species.

Key words Woodsiaceae; phylogeny; polyploid